

COMPARAISON DU GENRE LIMNOZETES AU GENRE HYDROZETES
(ORIBATES)

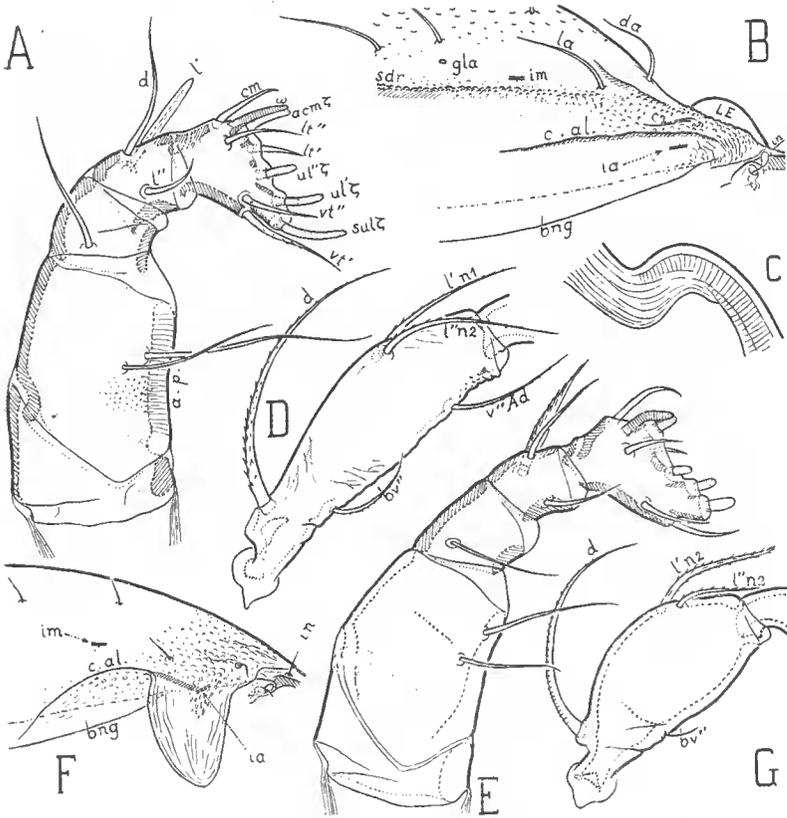
Par F. GRANDJEAN.

J'ai émis l'opinion, dans un travail récent relatif à *Hydrozetes* (*Bull. Mus.*, 2^e série, t. XXI, p. 229, en renvoi ; 1949), que les genres *Limnozetes* et *Hydrozetes*, très éloignés l'un de l'autre dans la classification qu'admettent la plupart des auteurs, sont au contraire assez proches parents, et j'ai cité quelques caractères communs aux deux genres. Examinons maintenant de plus près cette opinion.

REMARQUES PRÉLIMINAIRES. — Pour que la présence d'un caractère, dans deux genres appartenant à un même phylum, soit un argument sérieux de parenté proche entre ces genres, il faut évidemment que ce caractère soit exceptionnel dans le phylum ; plus il y est rare et plus grande est sa valeur. Appelons *C* un caractère qui remplit ces conditions. Il est positif ou négatif. Nous n'exigerons pas que tous les individus appartenant aux deux genres le possèdent, mais seulement une partie d'entre eux. En d'autres termes il peut être individuellement, racialement ou spécifiquement aléatoire dans chacun des deux genres. La présence incomplète étant révélatrice, le plus souvent, d'une tendance évolutive, nous admettrons qu'un caractère *C*, par conséquent, est parfois une tendance et que cette tendance doit entrer en ligne de compte, au même rang que les caractères omniprésents, dans les recherches sur la parenté.

L'argument tiré de *C*, quelque bon qu'il paraisse être, ne suffit jamais, parce que *C* n'a pas nécessairement une origine patrimoniale. Un caractère quelconque est susceptible d'apparaître plusieurs fois, au cours du temps phylogénétique, dans un phylum, chaque fois étant indépendante des autres. Dès qu'un phylum est très bien connu, en effet, on y trouve des caractères qui appartiennent à tel animal, qui manquent chez des animaux proches parents de celui-ci et qui existent chez d'autres animaux très éloignés du premier, de sorte qu'ils ne peuvent pas provenir, par hérédité, d'un même ancêtre. Considérons ceux de ces caractères qui n'ont pas l'adaptation au milieu pour cause et qualifions de *fortuite* la simultanéité de leur présence dans les deux genres. Je dirai dans ce cas, pour abrégé, que le caractère *C* est fortuit.

Un seul caractère C ne suffisant pas, nous en chercherons plusieurs. Soient alors $p_1, p_2, \text{etc.}$, les probabilités pour que les caractères $C_1, C_2, \text{etc.}$ soient fortuits et q la probabilité d'existence



Hydrozetes parisiensis GRANDJ. — A ($\times 910$), palpe droit, vu latéralement ; *a.p.*, aire poreuse du fémur sur le contour apparent ventral ; la ponctuation représente aussi l'aire poreuse, mais elle n'a été mise que localement. — B ($\times 230$), région antérieure du notogaster, vue latéralement ; *LE*, lenticule ; *c.al.*, carène alaire ; *bng*, bord du notogaster. — C ($\times 390$), coupe optique sagittale (approximative) du tégument de la lenticule. — D ($\times 350$), fémur I droit, vu latéralement.

Limnozetes sphagni Мичн., n. subsp. — E ($\times 1320$), palpe droit, vu latéralement. — F ($\times 240$), région antérieure du notogaster, vue latéralement ; la fissure *ia* est sous l'aile et à sa base. — G ($\times 580$), fémur I droit, vu latéralement.

simultanée, dans les deux genres, de n caractères fortuits. Chacune des probabilités $p_1, p_2, \text{etc.}$, est petite, naturellement, puisque nous avons affaire à des caractères exceptionnels, mais elle n'est peut-être

pas négligeable, tandis que la probabilité q , qui est le produit $p_1 p_2 p_3 \dots$ des n probabilités p , est pratiquement nulle dès que n est un peu grand. Il suffit par exemple que n soit égal à 4 et que chacune des probabilités p soit inférieure à un dixième, condition sûrement réalisée, pour que q soit inférieur à un dix-millième. Avec des valeurs de p de l'ordre du centième et n égal à 3, q est déjà de l'ordre du millionième ; la rencontre fortuite de 3 caractères indépendants n'aurait pour elle qu'une chance sur un million. Donc si nous trouvons 3 ou 4 caractères C qui soient très exceptionnels dans le phylum, nous serons en droit de dire que la probabilité est quasi nulle pour qu'ils soient tous fortuits.

La parenté proche est-elle démontrée à ces seules conditions ? Non, pour plusieurs motifs, et d'abord parce qu'aucune parenté n'est théoriquement démontrable, q n'étant jamais nul. Ensuite et surtout, parce que les caractères C peuvent être dus à l'adaptation, indépendamment de toute parenté. Ils ne sont alors ni patrimoniaux, ni fortuits. Enfin, parce que les caractères C peuvent avoir une origine à la fois patrimoniale et très ancienne, c'est-à-dire être des reliques. Remarquons à ce propos la supériorité argumentative des tendances sur les caractères omniprésents. Il est presque impossible que C soit encore aléatoire dans un genre, *a fortiori* dans les deux, et soit néanmoins de très ancienne origine.

Afin de réduire au minimum les chances qu'a pour lui ce dernier cas, nous exigerons des caractères C qu'ils soient reconnus, après une étude suffisamment approfondie du phylum, pour secondaires.

CARACTÈRES EXCEPTIONNELS D'*Hydrozetes* QUI SE RETROUVENT CHEZ *Limnozetes*. — Revenons maintenant à nos deux genres¹. Voici une liste de 7 caractères exceptionnels et secondaires (ou tendances), qu'ils ont en commun :

Tendance à l'addition d'un poil génital à la stase protonymphale. Dans le genre *Limnozetes* les poils génitaux se développent en général selon la formule très répandue (1-3-5-6) mais chez la sous-espèce de *L. sphagni* citée plus bas (en renvoi) la formule est (2-4-6-7), c'est-à-dire que les protonymphes, au lieu d'avoir un poil génital de chaque côté, en ont 2, et que la multiplication des poils s'en tient là. La formule (2-4-6-7) est extrêmement rare. Les seuls autres Oribates chez lesquels je l'ai rencontrée appartiennent au genre *Hydrozetes* (*H. lacustris*, *H. parisiensis*).

1. J'ai étudié plusieurs espèces dans chaque genre, mais les figures du présent travail sont toutes faites, pour *Limnozetes*, d'après des exemplaires d'une sous-espèce de *L. sphagni* que j'ai trouvés dans une tourbière de pente au pied du Menez Hom, près de Sainte-Marie (Finistère) en juin 1932, et, pour *Hydrozetes*, d'après des exemplaires de *H. parisiensis* provenant de l'étang de Saint-Quentin, aux environs de Trappes (Seine-et-Oise), récoltés en juillet 1938. Les deux récoltes étaient abondantes et contenaient l'animal aux 5 stases. La chaetotaxie pédieuse et son développement (voir plus loin) ont été établis sur ces récoltes.

Tendance chez les adultes à une régression trichobothridique. Beaucoup d'espèces, ou de races, ou d'individus, dans les deux genres, ont à la stase adulte une bothridie minuscule et un sensillus vestigial. Cette régression n'est pas du type *Camisia* (*Bull. Mus.*, 2^e sér., t. XI, pp. 304 à 306, 1939) car elle est nulle aux stases immatures. Je propose de l'appeler la *régression trichobothridique du type Hydrozetes*. Elle est harmonique descendante et beaucoup plus rare que celle du type *Camisia*, qui est harmonique ascendante.

Tendance à la parthénogenèse. Toutes les espèces, ou une partie d'entre elles, dans les deux genres, se reproduisent parthénogénétiquement. Jusqu'ici je n'ai pas trouvé un seul mâle de *Limnozetes*. Les mâles des *H. lemnae*, *lacustris* et *parisiensis* sont très rares ou absents.

La parthénogenèse est fréquente chez les Oribates inférieurs, où elle a conquis des familles entières. Chez les Oribates supérieurs je l'ai constatée seulement dans les genres *Tectocepheus*, *Hydrozetes* et *Limnozetes*.

Changement de forme du sensillus pendant l'ontogenèse. Chez toutes les espèces de *Limnozetes* et d'*Hydrozetes* on observe la même différence de forme entre les sensilli des stases immatures et ceux des adultes. Les premiers sont piliformes, longs, à bout effilé. Les seconds, quand ils ne sont pas vestigiaux, sont claviformes, petits, à tige grêle.

Les deux types de régression trichobothridique mis à part, un changement radical quelconque dans la morphologie du sensillus, entre deux stases, est un phénomène très exceptionnel. Je n'en ai vu jusqu'ici que 3 cas : celui d'*Hydrozetes* et de *Limnozetes* ; celui de *Nellacarus petrocoriensis* (et probablement de beaucoup d'autres *Microzetidae*), qui est inverse, le sensillus claviforme des nymphes devenant piliforme éilié chez les adultes ; celui d'*Elapheremaeus obsoleta* où le sensillus immature est en épi allongé et dense tandis que le sensillus adulte est un poil rameux à grande et large pectination.

Ressemblance des palpes, des poils dorsaux des fémurs et des poils en épieu de l'hysterosoma des nymphes. Les palpes ont la même allure, des artioles semblables et on remarque en particulier la forme triangulaire du tarse (fig. A et E). Cette forme n'est pas fréquente chez les Oribates.

Le poil dorsal des fémurs, remarquable chez *Hydrozetes*, à toutes les pattes, par sa grandeur et son insertion très proximale, se retrouve chez *Limnozetes* aux pattes I, II et III (non IV), avec la même particularité (fig. D et G).

Les grands poils droits, en épieu, qui rayonnent autour de l'hys-

terosoma des nymphes, chez *Limnozetes*, existent aussi chez *Hydrozetes*, quoique en nombre moindre, et seulement à l'arrière du corps.

Cette liste est suffisamment riche, sûre et particulière, à mon avis, pour nous forcer à admettre qu'une parenté proche est quasi certaine entre les deux genres. L'hypothèse de rencontre fortuite est éliminée, ou du moins rejetée dans l'in vraisemblable, comme il a été dit plus haut, par le nombre 7 des caractères. L'hypothèse de parenté lointaine est pratiquement supprimée par la présence, parmi les 7 caractères, de 3 tendances. Les deux genres vivant dans l'eau l'hypothèse de rencontre adaptative doit être envisagée, mais il faut la rejeter pour 6 des caractères, faute d'arguments. Il n'y a lieu de la maintenir que pour la régression trichobothridique¹.

AUTRES CARACTÈRES COMMUNS AUX DEUX GENRES. — S'il est vrai que les deux genres soient proches ou assez proches parents il faut qu'ils aient en commun de nombreux autres caractères. J'ai examiné tous ceux auxquels j'attribue une large signification taxinomique et aussi d'autres caractères qu'on n'est pas habitué à voir varier d'un genre à l'autre dans une même famille.

Dans les deux genres les adultes ont une incision génale au bord du camérostome, des pedotecta I et II, un notogaster dépourvu d'aires poreuses et de saccules et le palpe a son eupathidic *acm* accouplée au solénidion ω ². Les nymphes ne sont pas couvertes. Elles appartiennent à un même type dépourvu de sclérites dorsaux et latéraux à l'hysterosoma et elles se ressemblent³. Le compagnonnage à σ ou φ , aux pattes, a supprimé de la même façon les poils *d* de toutes les stases. Le 2^e poil du fémur du palpe existe dès la stase larvairé.

1. Les trichobothries sont des organes essentiellement aériens et il n'est pas absurde de supposer que l'eau est capable, à la longue, de les faire disparaître. Elles ont disparu à toutes les stases chez *Ameronothrus marinus*. Notons cependant que d'autres Oribates, *Heterozetes palustris* et *Ceratozetes furcatus*, bien qu'ils soient aquatiques, ont des trichobothries normales et qu'inversement beaucoup d'Oribates, à certaines stases (quand la régression est du type *Camisia*), ont des trichobothries vestigiales bien qu'ils ne soient pas aquatiques.

2. Chez un Oribate quelconque, à de très rares exceptions près, lorsque le solénidion ω s'accouple à l'eupathidie *acm*, les extrémités distales des deux organes s'ajustent. Cela leur permet d'entrer simultanément en contact avec les objets extérieurs quand le palpe se meut. Est-ce pour une raison sensitive ou mécanique ? La première hypothèse me semble meilleure mais ce n'est pas ici le lieu d'en parler. Remarquons seulement que cette raison, quelle qu'elle soit, est puissante et permanente, car l'ajustement se conserve, au cours de l'évolution, quand les longueurs des deux organes accouplés changent. *Limnozetes*, à cet égard, est intéressant, car il a des eupathidies très courtes (fig. E). Le raccourcissement, qui est évidemment d'origine secondaire, affecte les quatre eupathidies. Il faut que le solénidion se soit raccourci en même temps que *acm*², ou que les bases des deux organes se soient écartées.

3. A propos d'espèces des îles de la Sonde et bien qu'il ne mette pas du tout les deux genres au voisinage l'un de l'autre dans sa classification, WILLMANN a remarqué la ressemblance de leurs stases immatures. Hésitant, pour une larve à déterminer, entre *Hydrozetes* et *Limnozetes*, il décide en faveur d'*Hydrozetes* à cause de la taille (*Archiv Hydrob.*, Suppl. IX, « Tropische Binnengewässer, Band II », p. 262, 1931).

DIFFÉRENCES MORPHOLOGIQUES. — Parmi les caractères différentiels qui frappent le plus, entre les deux genres, il faut citer d'abord celui des ptéromorphes et plus généralement ceux qui dépendent du développement très inégal des tecta. *Hydrozetes* n'a que des carènes à la place des lamelles, des tutoria et des ptéromorphes bien développés de *Limnozetes*.

Je ne crois pas qu'il faille attribuer une signification taxinomique majeure à ces différences, quelque considérables qu'elles soient, surtout quand elles ont lieu, comme ici, en sens unique (*Hydrozetes* a de plus petits pedotecta I et II que *Limnozetes*), car ce sont des différences de degré. Les lamelles, les tutoria, les ptéromorphes, les pedotecta sont des exagérations d'arêtes, et les cuspis des exagérations de pointes ou de protubérances. Personne ne conteste qu'une ride lamellaire soit homologue d'une vraie lamelle. Il est aussi naturel d'admettre, chez *Hydrozetes*, que la carène *c. al.* de la figure B (ou carène alaire) est homologue d'un ptéromorphe. Chez *Limnozetes*, une carène semblablement placée a donné naissance, sur une partie de sa longueur, au ptéromorphe (fig. F).

La lenticule du notogaster est un autre caractère différentiel très apparent. Forte chez *Hydrozetes* (fig. B, en *LE*), elle est accompagnée d'une spécialisation du tégument, lequel est plus clair et semble porcu dans une partie de son épaisseur (fig. C), mais n'est probablement que fibreux. Il n'y a pas trace de lenticule chez *Limnozetes*, ni de tache claire et je n'ai pas observé que la chitine, à cet endroit, fût spécialisée.

Les carènes que j'ai désignées chez *Hydrozetes*, en 1948, par *tua* et *tup* (*Bull. Mus.*, 2^e série, t. XX, p. 330, fig. 1 A, 1 B) représentent-elles un tutorium caréniforme coudé à angle droit ? C'est assez probable mais non certain. À cet égard *Hydrozetes* est aberrant et il ne ressemble pas du tout à *Limnozetes*. Dans ce dernier genre le tutorium (qui est en grande lame, avec cuspis) a la forme classique et sa base n'est nullement coudée.

Sur la plaque ventrale, dans le genre *Hydrozetes*, de chaque côté, une forte carène part du voisinage du 4^e acetabulum et se prolonge en arrière jusqu'au delà de l'ouverture anale pour s'effacer au niveau du poil adanal *ad*₂. Cette carène est à peu près parallèle au bord supérieur de la plaque ventrale. Elle diffère beaucoup par son tracé de la carène péripodale postérieure de *Limnozetes*, laquelle est de type normal.

D'autres différences morphologiques sont faciles à voir entre les deux genres, par exemple celle du sillon périphérique au notogaster (présent chez *Hydrozetes* et marqué en *sdr* sur la figure B, absent chez *Limnozetes*), ou celles entre certains articles des pattes, entre les fémurs en particulier. Je ne crois pas utile d'énumérer ces différences, même si elles sont d'un rang supérieur au spécifique, car

nous sommes encore incapables d'en tirer parti pour ou contre l'hypothèse de parenté proche¹.

DIFFÉRENCES CHAETOTAXIQUES. — Au notogaster la tendance néotriche d'*Hydrozetes* n'est pas connue chez *Limnozetes*. Cette tendance mise à part le notogaster d'*Hydrozetes* a normalement 13 paires de poils et celui de *Limnozetes* 10 paires seulement. Les 3 paires qui manquent à *Limnozetes* ne sont pas encore déterminables parce qu'il y a plusieurs solutions possibles et pas d'arguments pour choisir entre elles.

Aux pattes les formules du développement numérique des poils, de la larve à l'adulte (à I-II-III) ou bien de la protonymphé à l'adulte (à IV), sont les suivantes chez *Hydrozetes parisiensis* :

Trochanters. — I et II (0-0-0-1-1); III (0-0-1-2-2); IV (0-0-1-1).

Fémurs. — I et II (2-3-4-4-5); III (2-2-3-3-3); IV (0-2-2-2).

Génuaux. — I et II (2-2-2-3-3); III (1-1-1-1-1); IV (0-2-2-2).

Tibias. — I (3-3-3-4-4); II (2-2-3-4-4); III (1-1-1-3-3); IV (0-1-3-3).

Tarses. — I (16-16-16-18-18); II (13-13-13-15-15); III (13-13-13-15-15); IV (7-12-12-12).

et chez *Limnozetes sphagni* n. sp. :

Trochanters. — I et II (0-0-0-1-1); III (0-0-1-2-2); IV (0-0-1-1).

Fémurs. — I et II (2-2-4-4-4); III (2-2-3-3-3); IV (0-2-2-2).

Génuaux. — I et II (2-2-2-2-3); III (1-1-1-1-1); IV (0-2-2-2).

Tibias. — I (3-3-3-3-4); II (2-2-2-3-4); III (1-1-1-2-3); IV (0-1-2-3).

Tarses. — I (13-13-13-15-15); II (12-12-12-14-14); III (12-12-12-13-13); IV (7-11-11-11).

D'après ces formules un chiffre quelconque relatif à *Limnozetes*, s'il n'est pas égal au chiffre qui lui correspond chez *Hydrozetes*, lui est inférieur. *Limnozetes* est plus régressif qu'*Hydrozetes*.

La comparaison des emplacements montre en effet qu'il suffit, partant d'*Hydrozetes*, de retarder certains poils et d'en supprimer d'autres pour avoir exactement la chaetotaxie de *Limnozetes*. Voici la liste des changements; la stase indiquée entre parenthèse est celle de l'apparition du poil chez *Hydrozetes* :

Les poils l' (n 1) et ν'' (Ad), aux fémurs I et II, le poil ν' (n 3) aux génuaux I et II, le poil ν'' (n 3) à tous les tibias, le poil l'' (n 2) au tibia II, sont retardés d'une stase chez *Limnozetes* (régression ascendante).

Le poil a'' (Lr à I-II-III, n 2 à IV) à tous les tarses, les poils pl' (Lr) et pl'' (Lr) au tarse I, le poil it' (n 3) au tarse III, sont complètement supprimés (régression verticale ou apparemment verticale).

1. Je signale cependant une différence non morphologique qui est probablement importante, celle des aires poreuses des pattes. A cet égard *Limnozetes* n'a rien de particulier, mais *Hydrozetes* est exceptionnel par l'étendue de la surface poreuse aux fémurs I et II (presque toute la surface de ces articles) et par la position antiaxiale de la porosité aux fémurs et aux trochanters III et IV. De même le fémur du palpe a une aire poreuse, ce qui n'est pas un caractère commun (fig. A).

Le retardement d'une stase, si le poil est de formation adulte, équivaut à la suppression. C'est ici le cas du poil ν'' aux fémurs I et II. J'ai considéré le changement comme une régression ascendante, non verticale, pour des motifs généraux.

Les poils retardés de *Limnozetes* sont ceux qui subissent habituellement chez les Oribates cette sorte d'évolution. Les poils supprimés sont larvaires, ou deutonymphaux à IV, ce qui est normal aussi. Le seul comportement exceptionnel est celui du poil it' III. Sa suppression n'est-elle qu'un retardement de 2 stases ? Il faudrait savoir si ce poil, chez d'autres espèces des deux genres, est capable ou non de se former à la stase adulte.

Les griffes de *Limnozetes* sont tridactyles tandis que celles d'*Hydrozetes* sont monodactyles (parfois bidactyles à IV). Pour les ongles latéraux, qui sont des poils de l'ambulacre, *Hydrozetes* est plus avancé que *Limnozetes* dans l'évolution numérique régressive. C'était l'inverse aux autres articles des pattes.

CONCLUSION. — Il est certain que *Limnozetes*, dans l'état de nos connaissances (bien imparfait !) est le genre le plus voisin d'*Hydrozetes*. D'autre part ce n'est pas un Cératozétidé et *Hydrozetes* n'est pas du tout un Eremaeidé. Convient-il de créer une nouvelle famille qui ne contiendrait, pour le moment, que *Limnozetes* et *Hydrozetes* ?

Parmi les différences que nous avons constatées entre les deux genres, celles de la chaetotaxie et celles relatives aux expansions laminiformes (ptéromorphes, lamelles) ne s'opposent pas à cette idée, mais d'autres, notamment la présence ou l'absence de la lenticule et de la paire de carènes ventrales mentionnée plus haut chez *Hydrozetes*, les caractères de la région où se trouve le tutorium, ceux des aires poreuses aux fémurs et aux trochanters, laissent un doute parce que nous manquons à leur sujet d'observations assez générales pour apprécier leur importance.

Le plus sage, à cause de ce doute, est de laisser la question sans réponse, temporairement, et de l'associer à d'autres questions analogues, celles que posent les nombreux genres mal classés. Un grand travail d'ensemble est en effet nécessaire, qui est de réviser les Oribates supérieurs au point de vue taxinomique. La classification actuelle est fondée sur des caractères d'observation facile, mais de valeur souvent discutable. Elle ignore des caractères excellents qui ne sont visibles qu'après un traitement spécial, ou après dissection, ou après l'orientation d'une partie du corps préalablement séparée du reste. Elle ne fait pas intervenir les nymphes et les larves. Ce sont là de graves défauts, auxquels nous devons remédier tout d'abord.